Bemerkungen über den Zusammenhang von Blattgestalt und Lichtgenuß

von

J. Wiesner,

w. M. k. Akad.

(Mit 1 Textfigur.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. Dezember 1908.)

In meinem Buche über den Lichtgenuß der Pflanzen[1] habe ich unter anderem auch die Beziehungen bestimmter Charaktereigenschaften der Gewächse (z. B. das spezifische Grün des Laubes der Pflanzen) und bestimmter physiologischer Erscheinungen (z. B. den Laubfall und die mykotrophe Ausbildung der Gewächse[2]) zum Lichtgenuß erörtert.

Eine ähnliche Beziehung soll auch in dieser Abhandlung dargelegt werden, nämlich das Verhältnis der Blattgestalt (Form und Größe) zum Lichtgenuß.

Auf dem Wege der Anpassung hat die Pflanze mannigfaltige Behelfe ausgebildet, um sich einen hohen Lichtgenuß zu sichern, d. h. im starken Lichte zu gedeihen.

Indem man sich diese Behelfe zu vergegenwärtigen versucht, wird man zunächst auf das Augenfälligste, nämlich auf jene zahlreichen Schutzeinrichtungen gelenkt, welche die Pflanze ausgebildet hat, um die Stärke des äußeren Lichtes beim Eintritt ins Innere der Organe zu verringern. Ich habe diese Einrichtungen, soweit sie zum Schutze des Chlorophylls

---

1 Leipzig, Engelmann, 1907.

2 Auf die Beziehung der mykotrophen Ernährung zum Lichtgenuß der Pflanzen hat zuerst Stahl die Aufmerksamkeit gelenkt. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 34 (1900).

der lebenden Pflanze dienen, vor längerer Zeit eingehend abgehandelt.[1] Diese Schutzeinrichtungen dienen auch der Regelung des Lichtgenusses; es ist ja doch selbstverständlich, daß eine Schutzeinrichtung, welche bewirkt, daß das Chlorophyll im Innern der Pflanze sich bei einer viel geringeren, aber passenderen Lichtintensität bildet als bei jener, welcher das betreffende Organ unmittelbar ausgesetzt ist, der Regelung des Lichtgenusses dienen muß.

Außer diesen Schutzeinrichtungen ist aber auch der succulente Charakter der grünen Vegetationsorgane, vor allem der Blätter, als ein Behelf der Pflanze anzusehen, einem hohen Lichtgenuß sich anzupassen, sofern diese succulenten Pflanzenteile, wie zuerst die Beobachtungen Askenasy's[2] gelehrt haben, die Fähigkeit besitzen, sehr hohe Temperaturen ohne wahrnehmbare Schädigung zu ertragen.

Auf diese Beziehungen zum Lichtgenuß gehe ich hier nicht weiter ein. Es handelt sich hier um eine andere, schon in den einleitenden Worten genannte Relation, um die Beziehung der Blattgestalt zum Lichtgenuß. Aber auch dieses Thema erfährt in dieser Abhandlung noch eine weitere Einschränkung, welche ich weiter unten genauer präzisieren werde.

Ehe ich zu diesem Gegenstand übergehe, erscheint es mir erforderlich, einige erläuternde Bemerkungen in den Vordergrund zu stellen.

Der Einfachheit der Darstellung halber will ich, abgesehen von einigen im Verlauf der Darstellung besonders zu erläuternden Daten, bloß den relativen Lichtgenuß im Auge behalten, also das Verhältnis des gesamten Tageslichtes zu jenem Lichtanteil, den eine bestimmte Pflanze oder ein bestimmtes Organ derselben auf dem natürlichen Standort empfängt.

Man unterscheidet gewöhnlich nur zwischen Maximum und Minimum des Lichtgenusses. Aus dem Maximum und Minimum gerechnete Mittel haben zumal bei weit auseinanderliegenden Grenzwerten keinen Wert. Man sieht deshalb gewöhn-

---

[1] Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschrift der k. k. Zool.-botan. Ges. Wien (1876).

[2] Botan. Zeitung, 1875, p. 441.

lich von diesen Mittelwerten ab. Wichtiger wäre die Kenntnis des Optimums des Lichtgenusses; aber zur Ermittlung dieses Wertes wären zahlreiche Beobachtungen erforderlich, die bisher fast noch gar nicht vorliegen, während zahllose Beobachtungen über Maxima und Minima angestellt wurden. Da scheint es mir nicht unpassend, darauf hinzuweisen, daß für die in freier Exposition auftretenden Holzgewächse, also beinahe für alle unsere und überhaupt für die meisten Baumarten die Maxima sehr hoch liegen und gewöhnlich den höchstmöglichen Wert ($L = 1$) erreichen, hingegen die Minima sehr verschieden und für die Art oder Varietät charakteristisch sind. So ist z. B. das Maximum des relativen Lichtgenusses für *Larix decidua* und *Acer platanoides* $= 1$, aber das Minimum des ersteren Baumes $= {}^1/_5$, das des letzteren ${}^1/_{55}$.[1] Bei solchen Gewächsen wird also rücksichtlich des Lichtgenusses auf das Minimum mehr zu achten sein als auf das Maximum.

Für die nachfolgende Betrachtung ist es nicht unwichtig, sich auch zu vergegenwärtigen, auf welche Weise das Minimum des Lichtgenusses zustande kommt. Es geschieht dies entweder durch die Beleuchtungsverhältnisse des Standortes ohne jede Mitwirkung des Laubes der eigenen Pflanze oder innerhalb bestimmter Grenzen der Stärke des äußeren Lichtes durch die Beschattung vermittels des eigenen Laubes.

Der erstere Fall tritt immer ein, wenn die Blätter der Pflanze sich gegenseitig nicht beschatten, sei es infolge ihrer geringen Zahl, sei es ihrer Form halber. Am deutlichsten ist dieser Fall ausgeprägt bei Pflanzen, welche nur ein oder nur zwei Laubblätter ausbilden.

Der zweite Fall ist der häufigere, findet sich beispielsweise bei allen Holzgewächsen. Im allgemeinen kann man sagen, daß das Vermögen der Blätter, auf das Licht normal zu reagieren, desto größer ist, je weiter die Grenzen des Lichtgenusses gelegen sind. Wenn aber die Grenzen des Lichtgenusses weit auseinander rücken, so ändert sich sehr häufig der Charakter

---

[1] Die beiden oben angegebenen Minima beziehen sich auf Niederösterreich und auf geringe Seehöhen; mit zunehmender geographischer Breite und steigender Seehöhe ändern sich, wie ich schon vor längerer Zeit nachgewiesen habe, die Minima.

der Blätter um: ein Teil des Laubes bildet sich in Form von Sonnenblättern, ein andrer Teil in Form von Schattenblättern im Sinne Stahl's aus oder, wie meine Untersuchungen lehrten, ein Teil der Blätter wird panphotometrisch, der andere euphotometrisch.[1] Im großen ganzen sind die Sonnenblätter panphotometrisch und die Schattenblätter euphotometrisch. Doch kann man die korrespondierenden Begriffe nicht einfach identifizieren. Erst spätere Untersuchungen werden die genauen Grenzen zwischen diesen anatomischen und physiologischen Typen zu ziehen haben. Aber das ist ja ersichtlich, daß sowohl Sonn- und Schattenblätter als auch euphotometrische und panphotometrische sich gewöhnlich morphologisch voneinander unterscheiden. Wie die bekannten Untersuchungen von Stahl lehrten, differieren die Sonnenblätter von den Schattenblättern im anatomischen Baue und, wie ich zeigte, unterscheidet sich das euphotometrische Blatt von dem panphotometrischen: das erstere breitet seine Spreite in einer senkrecht zum stärksten einfallenden diffusen Lichte stehenden Ebene aus, um dieses möglichst ökonomisch ausnützen zu können; letzteres richtet sich aber derart, um wenigstens einen Teil des direkten Sonnenlichtes abzuwehren und zugleich einer möglichst großen Menge des diffusen Lichtes teilhaftig zu werden. Es wird diese Doppelleistung gewöhnlich durch Aufrichtung der Blatthälften in der Längsrichtung oder durch Konkavwerden der Blattoberseite erreicht; seltener bleibt die Spreite flach und nur die vertikale Aufrichtung des Blattes bewirkt dann die spezifische Lage zum direkten und diffusen Tageslicht.

Die Regel ist also, daß die Gestalt des Blattes je nach der Höhe des Lichtgenusses einen spezifischen Charakter annimmt und daß dieser morphologische Charakter auch seine ganz bestimmte Beziehung zu der unter dem Einfluß der Beleuchtung stehenden Funktion des Blattes hat.[2]

---

[1] Über die Formen der Anpassung der Laubblätter an die Lichtstärke. Flora, Bd. XIX (1899).

[2] In die Kategorie dieser morphologischen, im Dienste der Lichtregulierung stehenden Ausbildung sind auch jene Einrichtungen, beziehungsweise Erscheinungen zu stellen, welche ich schon früher (Ber. der Deutschen bot. Gesellsch.,

Doch das sind Dinge, die meine schon früher veröffentlichten Untersuchungen klar gemacht haben, die ich hier nur in einem anderen Zusammenhang vorbrachte.

In dieser Schrift handelt es sich aber um andere, bisher nicht berücksichtigte morphologische Züge, nämlich um das Verhältnis des Blattvolumens zum Lichtgenuß.

Dieses Verhältnis wird sich besonders in jenem außerordentlich häufig vorkommenden, schon oben kurz charakterisierten Fall äußern, in welchem das Minimum des Lichtgenusses durch das eigene Laub der betreffenden Pflanze bedingt oder mitbedingt wird, also vor allem bei allen Laub- und Nadelbäumen und bei den meisten Sträuchern. Auch nicht wenige Stauden und krautartige Pflanzen, also man kann wohl sagen: die meisten beblätterten Gewächse gehören in diese Kategorie, also zu denjenigen Pflanzen, welche ich hier als sich selbst beschattende Gewächse zusammenfassen möchte.

Auf Grund reicher Erfahrung stelle ich folgenden Satz auf: Je weiter die Zerteilung des Laubes eines sich selbst beschattenden Gewächses reicht, desto höher ist in der Regel das Lichtgenußminimum eines solchen Gewächses gelegen. Unter Laubzerteilung verstehe ich alle auf Kleinheit der als Assimilationsorgane fungierenden Laubelemente abzielenden morphologischen Ausbildungen, also Kleinheit der Blätter, Phyllokladien und Phyllodien, Zerteilung der Blätter durch Fiederung, Fiederschnittigkeit u. dgl. m.

Wenn hier von »Kleinheit« der Blätter und überhaupt der Laubelemente gesprochen wird, so ist hierunter, genauer genommen, von der Kleinheit des Volumens die Rede, welche nach einer Dimension hin auch mit einer beträchtlichen Länge des betreffenden Objektes verbunden sein kann. Ich erinnere an die fadenförmige oder nadelförmige Ausbildung der Blätter, welche so außerordentlich häufig anzutreffen ist, z. B. bei den meisten Nadelbäumen. Physiologisch handelt es sich, wie ich näher zeigen werde, um das Verhältnis der Oberfläche zum körperlichen Inhalt des Organs. Es ist ganz klar, daß ein

---

Bd. XX (1902), Generalversammlungsheft, I, p. 84, und im »Lichtgenuß«, p. 89 ff.) als »Lichtraumnutzung« zusammenfaßte.

langes nadelförmiges Blatt wegen der Kleinheit seines Querschnittes im Vergleich zu seinem körperlichen Inhalt eine große Oberfläche besitzen muß, also, kurz ausgedrückt, als ein kleinvolumiges Organ bezeichnet werden darf.

Man wird deshalb obigen Satz in folgende präzisere Form bringen können: Je kleiner das Volumen der Laubelemente eines sich selbst beschattenden Gewächses ist, desto höher liegt in der Regel das Lichtgenußminimum einer solchen Pflanze.

Daß die oben genannte Beziehung zwischen Blattgestalt und Lichtgenuß reichlich und offensichtlich ausgeprägt ist, wird jeder zugeben, der über Pflanzenkenntnis verfügt und die Lebensweise der Gewächse aufmerksam verfolgt hat. In Details hier einzugehen, würde zu weitläufig sein, weshalb ich nur einige allgemeine Erfahrungen vorbringen und den Zusammenhang von Kleinblättrigkeit, beziehungsweise weitgehender Zerteilung, zusammengesetzter und weitgehender Zerschneidung einfacher (fiederschnittiger oder ähnlicher) Blätter aus allgemeinen Gesichtspunkten hier schildern will.

Vergleicht man zunächst die Nadelbäume mit den Laubbäumen, so fällt auf, daß wenigstens im großen ganzen die ersteren mit hohem Lichtgenuß die Ausbildung von »Nadeln«, also von langen, dünnen Blättern verbinden und daß die überwiegende Mehrzahl der Laubbäume ein niederes Lichtgenußminimum aufweist und durch größere, breitere Blätter ausgezeichnet ist. Freilich gibt es da mehrfache, aber stets wohlverständliche Ausnahmen. Um nur von den bekanntesten und auffälligsten Ausnahmsfällen zu sprechen, erwähne ich von Nadelbäumen *Ginkgo biloba* mit seinen breiten Blättern und unter den Laubbäumen z. B. *Tamarix gallica* oder die in den Tropen kultivierten »Schattenbäume, z. B. *Albizzia moluccana* Miq.[1] Diese Fälle widersprechen aber durchaus nicht der oben aufgestellten Regel, da das Lichtgenußminimum von *Ginkgo* sehr niedrig gelegen ist, schon etwa dem der Buche nahekommt, während die genannten »Laubbäume« ein außer-

[1] Wiesner, Photom. Untersuchungen, II. Diese Sitzungsberichte, Bd. 104 (1895), p. 668.

ordentlich hohes Lichtgenußminimum aufweisen, welches mit Kleinblättrigkeit verbunden ist.

Der Lichtgenuß von *Tamarix gallica* wurde noch nicht ermittelt; es kann aber kaum einem Zweifel unterliegen, daß das Minimum des Lichtgenusses dieses Holzgewächses sehr hoch gelegen ist, möglicherweise noch das der Lärche übertrifft. Für *Albizzia moluccana* wurde konstatiert, daß der mittlere relative Lichtgenuß dieses Baumes $^1/_{2\cdot 8}$ beträgt und sowohl das Minimum als das Maximum nur wenig von diesem Werte abweichen.[1] Nach den von mir in Java angestellten Beobachtungen dürfte das Minimum bei $^1/_3$ liegen, also höher als bei den meisten bisher beobachteten Coniferen, was ja auch für *Tamarix gallica* gelten dürfte.

Die krautartigen Gewächse anlangend, möchte ich zunächst auf die Annuellen hinweisen, welche, wie ich nachgewiesen habe, in der Regel durch einen hohen Lichtgenuß ausgezeichnet sind.[2] Unter diesen sind allerdings viele, bei welchen eine Beschattung durch das eigene Laub nicht in Betracht kommt. Diese sind eo ipso kleinblättrig; aber selbst unter jenen Annuellen, welche ein sich beschattendes Laub besitzen, ist, sofern sie ein hohes Lichtgenußminimum besitzen, dieses mit weitgehender Laubzerteilung verbunden.

Auch unter den biennen und perennierenden Gewächsen, ferner unter den Halbsträuchern wird man leicht solche finden, bei welchen Kleinblättrigkeit oder feine Zerteilung des Laubes einem hohen Lichtgenuß parallel laufen. Ich erinnere an die gewöhnlichen *Fumaria-*, *Adonis-* und *Delphinium-*Arten, ferner an *Thesium*, *Dianthus* und *Gypsophila*, an die kleinblättrigen amerikanischen Spezies von *Aster*, an *Erica-* und *Epacris-*Arten usw.

Vergleicht man Pflanzen, welche einem bestimmten Verwandtschaftskreis angehören, aber einen verschiedenen Lichtgenuß besitzen, so wird man in der Regel finden, daß ein hohes Lichtgenußminimum mit Kleinblättrigkeit oder mit weitgehender Zerteilung des Laubes einhergeht.

---

1 Wiesner, l. c, p. 669.

2 Lichtgenuß, p. 256 und 282.

Ich wähle als Beispiel zunächst die Umbelliferen. Die lichtbedürftigsten Pflanzen dieser Familie, z. B. *Anethum graveolens, Foeniculum officinale, Trinia vulgaris*, haben ein aufs feinste zerschnittenes Laub, während die typisch schattenständige *Sanicula officinalis* eine vergleichsweise breit entwickelte Blattspreite besitzt. Diese letztere Pflanze gehört allerdings nicht mehr in die Kategorie der sich selbst beschattenden Gewächse. Aber es ist wohl leicht einzusehen, daß eine auf schattigem Standort auftretende Pflanze, welche trachten muß, das ihr nur spärlich zufließende Licht möglichst auszunützen, und dementsprechend den euphotometrischen Charakter annimmt, durch Ausbildung einer geschlossenen Blattspreite einen größeren Vorteil erzielt als durch eine wie immer geartete Blattzerteilung.

Als weiteres Beispiel wähle ich unsere gewöhnlichsten *Plantago*-Arten, welche ich nach aufsteigendem Lichtgenußminimum ordne: *Plantago media, major, lanceolata, maritima* und *arenaria*. Man sieht hier einen in die Augen springenden Parallelismus zwischen der Höhe des Lichtgenußminimums und der Laubzerteilung im obigen Sinne.

Alle diese *Plantago*-Arten können wohl noch in die Kategorie der Pflanzen mit sich selbst beschattendem Laube gestellt werden, aber die Selbstbeschattung kann auch sehr eingeschränkt sein, ja bei gewissen Formen kann die Selbstbeschattung auch ganz fehlen. Ich habe eine solche Form von *P. major* früher einmal in ganz anderem Zusammenhang beschrieben. Sie kommt auf sehr sonnigen Standorten vor und ist auffallend kleinblättrig.[1] Die Tendenz zur Verkleinerung der Blattspreite mit zunehmender Höhe des Lichtgenußminimums ist also hier klar ausgesprochen. Diese Tendenz äußert sich hier, ob überschattendes Laub vorkommt oder nicht, und insbesondere scheint mir die Tatsache von Interesse, daß eine auf außergewöhnlich lichtstarkem Standort vorkommende Form der im großen ganzen doch schattenliebenden *P. major* klein-

---

[1] Über die Beziehung der Stellungsverhältnisse der Laubblätter zur Beleuchtung. Berichte der Deutschen botan. Gesellsch., Bd. XX, Generalversammlungsheft, p. 89 (1902).

blättrig wird und zugleich sich so ausgebildet hat, daß keine Überschattung durch die eigenen Blätter vorkommt.

Solche Beispiele ließen sich noch in großer Zahl anführen. Doch ich will hier nicht mit Details ermüden, sondern gehe gleich zu der prinzipiell wichtigen Frage über: Welche Vorteile erwachsen der durch hohen Lichtgenuß ausgezeichneten Pflanze durch die Kleinblättrigkeit und überhaupt durch eine weitgehende Laubzerteilung?

Um eine brauchbare Basis zur Beantwortung dieser Frage zu gewinnen, erscheint es zunächst erforderlich, das Problem zu vereinfachen, indem man von der Voraussetzung ausgeht, daß die Anordnung der Blätter an der zu vergleichenden Pflanze die gleiche ist, nicht nur mit Rücksicht auf die Richtung, sondern auch bezüglich der Dichtigkeit der Anordnung der Blätter. Unter dieser Voraussetzung muß es einleuchten, daß das überschattende Laub zu dem überschatteten desto mehr Licht zutreten läßt, je kleiner die Blätter sind oder je weiter die Laubzerteilung reicht. Je reichlicher aber das Licht den durch das Laub der eigenen Pflanze beschatteten Blättern zufließt, desto geringer ist die Einschränkung der Beschattung und desto höher der mittlere Lichtgenuß und insbesondere das Minimum des Lichtgenusses. Große Blätter überschatten das tiefer stehende Laub in hohem Maße und unter den obigen Voraussetzungen muß bei Pflanzen mit großblättrigem Laube das Minimum des Lichtgenusses stark herabgesetzt werden. Die Großblättrigkeit an sich entscheidet indes noch nicht über die Höhe des Lichtgenusses. Bei hoher Resistenz gegen die Wirkung des Lichtes kann Großblättrigkeit mit weit auseinander liegenden Grenzen des Lichtgenusses verbunden sein, wofür zahlreiche Laubbäume als Beispiele angeführt werden können.

Um den Einfluß der Kleinblättrigkeit auf die Stärke des durchgelassenen Lichtes zahlenmäßig zum Ausdruck zu bringen, verglich ich die Stärke des Schattenlichtes eines Tannensprosses mit dem eines Blattes von *Convallaria majalis*, dessen Umriß ziemlich genau mit dem des Tannensprosses in Übereinstimmung sich befand. Die Blätter des letzteren waren genau euphotometrisch, lagen also in einer und derselben Ebene, welche

senkrecht stand zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes des dem Sprosse zugeteilten Lichtareals. Während des Versuches (Baden bei Wien, 10. August, 12^h m., $B_0 S_{3-4}$, also bei fast gänzlich unbedeckter Sonne) herrschte hohe Lichtintensität. Die chemische Lichtintensität betrug nämlich 1·084. Der Schatten des *Convallaria*-Blattes war noch in einer Entfernung von 3·5 *m* von einer weißen Papierfläche, auf welche er projiziert wurde, zu sehen, während der Schatten des Tannensprosses schon in einer Entfernung von 1·5 *m* fast gar nicht mehr erkannt werden konnte. In einer Entfernung von 1 *m* betrug die chemische Lichtintensität im Schatten des Tannensprosses 0·913, im Schatten des *Convallaria*-Blattes hingegen bloß 0·601. Da in beiden Fällen das allgemeine diffuse Licht die Lichtintensität verstärkte, so mußte, um das reine Schattenlicht des *Convallaria*-Blattes und das des Tannensprosses festzustellen, die Intensität des diffusen Himmelslichtes in Abzug gebracht werden. Da die Stärke des diffusen Tageslichtes zur Beobachtungszeit 0·521 betrug, so war

die Stärke des Schattenlichtes des
Convallaria-Blattes .... = 0·601—0·521 = 0·080,

die Stärke des Schattenlichtes des
Tannensprosses .... = 0·913—0·521 = 0·392.

Aus diesem Beispiel ist zu ersehen, wie sehr die Kleinheit der Blätter den Durchgang des Lichtes zu dem überschatteten Laube befördert.

Indem ich daran gehe, zu prüfen, inwieweit die Kleinheit der Blätter und überhaupt die Laubzerteilung den Zutritt des diffusen Tageslichtes und des direkten Sonnenlichtes zu dem überdeckten Laube regelt, muß ich der von mir zuerst konstatierten Tatsache gedenken, daß für die vom Licht abhängigen Lebensprozesse das diffuse Tageslicht von viel größerer Bedeutung ist als das direkte Sonnenlicht, welches in der Regel von der Pflanze mehr abgewehrt als angenommen wird und selbst in jenen Fällen, in welchen es physiologisch faktisch zur Geltung kommt (z. B. im hocharktischen oder im alpinen Gebiet oder bei der Knospenentfaltung und Laub-

entwicklung unserer Holzgewächse[1]), sich in seiner Wirkung nur dem Grade nach vom diffusen Lichte unterscheidet.

Die Kleinheit des Laubes, beziehungsweise die Laubzerteilung befördert den Zutritt des diffusen Lichtes, was sich am auffälligsten bei besonders kleinen, wenn auch langgestreckten Blättern zeigt, bei welchen gewöhnlich der flächenförmige Charakter des Blattes verloren gegangen ist und die Tendenz zur Ausbildung konzentrischen Baues vorherrscht. Ich erinnere da zunächst an die Nadeln der *Pinus*-Arten, woselbst die Assimilationsgewebe in mehr oder minder scharf ausgeprägter konzentrischer Anordnung ausgebildet ist. Das diffuse Licht kann hier von allen Seiten eindringen, eine bestimmte Lage eines solchen Blattes zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes kommt da gar nicht vor, ein solches Blatt ist eben aphotometrisch[2] und geht mit dem Lichte ganz verschwenderisch um, während ein flächenförmiges Blatt, insbesondere ein euphotometrisches Blatt, sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihm zugewiesenen Lichtareals stellt, also das Licht auf das vollkommenste ausnutzt. Während bei den Nadeln der Föhre das auf die Flanken des Blattes fallende Licht noch Arbeit leistet, hat das Seitenlicht, welches auf die Kanten des euphotometrischen Blattes auffällt, für diese Organe gar keine Bedeutung.

Das euphotometrische Blatt ist gewöhnlich groß und bei reichblättrigen Gewächsen muß dasselbe zur Einschränkung des Lichtgenusses führen, zur Herabsetzung des Lichtgenußminimums, da es dem Vordringen des diffusen Lichtes in die Tiefe des Laubes naturgemäß ein großes Hindernis in den Weg legt.

Man darf es also wohl aussprechen, daß die Kleinblättrigkeit oder, allgemein gesagt, eine weitgehende Laubzerteilung bei Pflanzen mit sich selbst beschattendem Laube dem Zutritt des für das Pflanzenleben

---

[1] Wiesner, Über den Einfluß des Sonnen- und des diffusen Tageslichtes auf die Laubentwicklung sommergrüner Holzgewächse. Diese Sitzungsberichte, Bd. 113 (1904).

[2] Wiesner, Anpassung des Laubblattes etc., Flora, 1899.

so wichtigen diffusen Lichtes zu den tieferen Laubschichten nur ein geringes Hindernis entgegenstellt. Hauptsächlich hierauf beruht ja, wie wir gesehen haben, die Höhe des Lichtgenußminimums von Pflanzen mit kleinblättrigem oder feinzerteiltem Laube.

Es geht aber auch aus den oben gegebenen Auseinandersetzungen hervor, daß bei Pflanzen mit sich selbst beschattendem Laube das Lichtgenußminimum desto tiefer liegen muß, je größer die Blätter sind und je stärker der euphotometrische Charakter der Blätter ausgeprägt ist, da solche Blätter dem Vordringen des diffusen Lichtes in die Tiefe des Laubes ein großes Hindernis in den Weg legen.

Was nun die Beziehung des direkten Sonnenlichtes zur Beleuchtung von Pflanzen mit kleinblättrigem oder feinzerteiltem Laube anlangt, so ist dies ein verwickelter Gegenstand, den ich in dieser kleinen Abhandlung nicht näher erörtern kann. Meine diesbezüglichen Studien sind schon fast ganz abgeschlossen und ich werde alsbald in einer Abhandlung »Über die Veränderungen des direkten Sonnenlichtes beim Eintritt in die Laubkrone der Bäume und in die Blattmassen anderer Gewächse« diesen in biologischer Beziehung sehr interessanten und gewiß auch nicht unwichtigen Gegenstand behandeln. Hier kann ich nur die auf unsere Frage Bezug nehmenden Endresultate meiner Untersuchungen vorführen.

Das direkte Sonnenlicht wirkt in den in Rede stehenden Gewächsen in verringertem Maße, indem es in der Laubmasse mehrfache, prinzipiell verschiedene, die Lichtstärke abschwächende Veränderungen erfährt. Ein Teil des direkten Lichtes geht durch die kleinen Löcher hindurch, welche durch Blattränder, Blattstiele und Stengel gebildet werden, und wird insofern modifiziert, als diese Löcher als Öffnungen einer sogenannten Lochkamera fungieren und Sonnenbilder erzeugen, welche nur zum geringen Teile auf den Boden fallen, zum größeren Teile auf das unterhalb des Loches der Lochkamera befindliche Laub projiziert werden. Vom Loche dieser Kamera nimmt die Lichtstärke gesetzmäßig ab und, wenn das Loch sehr klein ist, genau im umgekehrt quadratischen Verhältnis der Entfernung

von diesem.[1] Während das in breiten Massen in das Laub einstrahlende Sonnenlicht seine volle Intensität beibehält, wird das durch die Löcher hindurchgehende Sonnenlicht desto schwächer sein, je kleiner die Löcher sind und je tiefer es in die Laubmasse eindringt.

Aber noch eine andere Veränderung des einstrahlenden direkten Lichtes macht sich im Laube der von der Sonne bestrahlten Pflanzen bemerkbar, nämlich eine an den Flächen und Rändern der Blätter vor sich gehende Zerstreuung des Sonnenlichtes, welche eine Vermehrung des den umgebenden Blättern zuströmenden diffusen Lichtes bedingt.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß die Kleinblättrigkeit oder, allgemeiner gesagt, die feine Laubzerteilung der betreffenden Pflanze nicht nur einen reichlicheren Zufluß von diffusem Licht sichert, sondern daß das in ein solches Laub einstrahlende direkte Sonnenlicht in einer für das Pflanzenleben vorteilhaften Weise seiner großen Intensität beraubt wird.

Wenn auch, wie wir gesehen haben, bei Pflanzen mit sich selbst beschattendem Laube die Großblättrigkeit das Minimum des Lichtgenusses herabsetzen muß, und zwar besonders bei euphotometrischem Charakter des Blattes, so stehen diesen Gewächsen doch auch andere gegenüber, welche selbst trotz Großblättrigkeit auf hohen Lichtgenuß angewiesen sind, die also gewissermaßen eine Ausnahme der vorgeführten Regel bilden. Es sind dies die großblättrigen Succulenten, z. B *Aloë*-Arten, *Agave americana* etc. Aber diese Ausnahmsfälle sind doch verständlich. Erstlich bringt es der succulente Charakter dieser Pflanzen mit sich, daß sie hohe Erwärmung ertragen und sich deshalb gegen zu große Strahlung nicht zu schützen brauchen. Ihre Blätter werden nicht wie die Blätter vieler Laubgewächse zum Schutze gegen zu große Strahlung panphotometrisch, noch weniger sind sie zu euphotometrischer Ausbildung geneigt. Die Dicke der Blätter dieser Pflanzen bringt

---

[1] Lichtgenuß, p. 167.

es mit sich, daß sie ähnlich wie die Föhrennadeln, wenn auch in viel geringerem Grade, auch seitliches Licht mit Vorteil aufnehmen. Diese Blätter sind aber nicht aphotometrisch wie die Föhrennadeln, aber doch nur in sehr geringem Grade photometrisch (oligophotometrisch).

In biologischer Beziehung sind die Vorteile, welche eine weitgehende Laubzerteilung und die damit verbundene Verminderung des Blattvolumens rücksichtlich der Wärmeverhältnisse der Assimilationsorgane der betreffenden Pflanzen darbietet, wohl zu beachten.

Je kleiner das Blatt ist oder je weiter seine Zerteilung reicht, desto größer wird unter sonst gleichen Umständen seine Ableitung der Wärme und seine Wärmeausstrahlung sein, desto leichter wird die Durchstrahlung vor sich gehen und desto geringer wird die Wärmeabsorption ausfallen.

Einerseits die große Oberfläche kleiner Körper im Vergleich zum körperlichen Inhalt, andrerseits die geringe Substanzmenge solcher Körper, welche die Durchstrahlung sehr erleichtert, lassen schon von vornherein annehmen, daß die Laubzerteilung sich als ein um so größerer Wärmeschutz für die Assimilationsorgane erweisen wird, je weiter diese Zerteilung reicht, also je kleiner und zarter diese Organe sind und dementsprechend je höher ihr Lichtgenuß ist.

Zur Verdeutlichung dieser bisher kaum beachteten Schutzeinrichtung dienen die nachfolgend mitgeteilten Versuche, denen ich nur wenige erläuternde Bemerkungen voranzustellen habe. Sowohl rücksichtlich dieser Bemerkungen als der vorzubringenden Versuche kann ich mich kurz fassen, da ich über den Zusammenhang zwischen der Größe des Blattes und seinen Wärmezuständen bei Bestrahlung durch die Sonne bereits an einer anderen Stelle mich ausführlich geäußert habe.[1]

Es hat sich herausgestellt, daß sehr zarte, insbesondere linear gestaltete Pflanzenteile, in die Brennfläche[2] einer von

[1] Berichte der Deutschen botan. Gesellsch., 1908.

[2] Da keine punktförmige Lichtquellle, sondern die Sonne wirksam war, so erscheint an Stelle des Brennpunktes das Sonnenbild als Brennfläche. Der Durchmesser dieser Brennfläche beträgt zirka 1·5 *mm*, was sich aus der Formel $D = f \times 0 \cdot 0093$ berechnet; f = Brennweite der Linse, D = Durchmesser des Sonnenbildes.

der Sonne bestrahlten Sammellinse gebracht, der Entzündung einen Widerstand entgegensetzen, welcher den Beobachter geradezu in Erstaunen setzen muß. Worin dieser Widerstand begründet ist, wurde bereits angedeutet und wird weiter unten noch näher erläutert werden.

Aus meinen zahlreichen Versuchen hebe ich nur die wichtigsten hervor und gehe überhaupt nur so weit in dieselben ein, als es mir erforderlich erscheint, um den in der Kleinheit der Organe begründeten Wärmeschutz zu veranschaulichen.

Es wurde eine plankonvexe Sammellinse von 7 *cm* Durchmesser und 16·5 *cm* Brennweite an einem sonnigen Morgen aufgestellt, in die Brennfläche dieser von der Sonne beleuchteten Linse ein dicht gefügtes Bündel von 50 frischen Grannen des *Hordeum murinum* von Zeit zu Zeit auf einige Augenblicke gebracht und zugewartet, bis die Strahlung der Sonne so stark geworden war, daß dieses Bündel sich sofort entzündete. Es trat dies ein bei einer Sonnenhöhe von 26° 49′, wobei das Casella'sche Radiationsthermometer 27·3° C. und ein im Schatten aufgestelltes Thermometer 19·5° anzeigte. Unmittelbar darauf wurde in die Brennfläche der Sammellinse ein gleichfalls dicht gefügtes, aus 25 frischen Grannen bestehendes Bündel gebracht. Es dauerte aber 3 bis 4 Sekunden, bis dasselbe sich zu entzünden begann. Nun wurde eine einzelne Granne in die Mitte der Brennfläche eingeführt, welche unter diesen Verhältnissen sich gar nicht entzündete, nicht einmal ankohlte. Die Dicke einer solchen Granne beträgt im Mittel bloß 0·14 *mm*, hatte begreiflicherweise eine im Vergleich zum körperlichen Inhalt sehr große Oberfläche, leitete also die Wärme sehr stark ab und besaß zweifellos auch eine außerordentlich leichte Durchstrahlbarkeit.

Ähnlich so fielen die Versuche mit den feinen fadenförmigen Phyllokladien von *Asparagus plumosus* aus, welche etwa denselben Durchmesser hatten. Auch diese grünen Organe konnten unter den gegebenen Strahlungs- und Temperaturverhältnissen nicht zur Entzündung gebracht werden, obgleich ein Sproß dieser Pflanze in eine kleine Flamme, z. B. eines Zündhölzchens, gebracht, sofort verbrennt und eine feine weiße Asche zurückläßt.

Unter den gleichen Verhältnissen der Temperatur und der Strahlung brennen Blätter der Myrte, Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* in wenigen Sekunden durch, selbst wenn sie in frischem Zustand in die Brennfläche der Sammellinse gebracht werden.

Es braucht wohl nicht erwähnt zu werden, daß bei sehr hoher Strahlungswärme, gegeben durch große Sonnenhöhen, endlich auch die Grannen von *Hordeum murinum*, die Phyllokladien von *Asparagus plumosus* und schließlich wohl alle Pflanzenteile, welcher Art sie sein mögen, sich entzünden werden, wenn sie in die Brennfläche der Sammellinse gebracht werden. Dies tut aber den oben mitgeteilten vergleichenden Versuchen selbstverständlich keinen Abbruch.

In der oben genannten Abhandlung wurden noch andere Versuche vorgeführt, welche aber im wesentlichen zu den gleichen Resultaten führten, daß der Wärmeschutz der Pflanzenorgane desto größer ist, je kleinere Dimensionen die betreffenden Organe haben. Nur einen höchst merkwürdigen Versuch möchte ich noch anführen. Die etwa 0·05 *mm* im Durchmesser haltenden Bastzellen der *Boehmeria tenacissima* — als Chinagras oder Ramie technisch verwendet und nunmehr wohlbekannt — wurden zu einem etwa 2 *mm* dicken Strang zusammengedreht und in die Brennfläche der Linse (bei 24° Sonnenhöhe, 29° Strahlungswärme und einer Lufttemperatur von 14·5° C.) gebracht, wo der Strang sofort anbrannte. Dieser Strang bestand, wie die nachträgliche Zählung lehrte, aus mehr als 800 Bastzellen. Eine einzelne Bastzelle — es wurde ein etwa 3 *cm* langes Stück in die Brennfläche gebracht — entzündete sich selbst nach 20 Minuten nicht. Die außerordentlich rasche Ableitung der Wärme in Verbindung mit einer durch den minuziösen Querschnitt bedingten leichten Durchstrahlbarkeit erklärt dieses merkwürdige Verhalten.

Aus diesen Versuchen läßt sich ableiten:

1. daß eine weitgehende Laubzerteilung infolge der hier zur Geltung kommenden großen Oberfläche der Organe im Vergleich zu ihrem körperlichen Inhalt die Ableitung der durch Bestrahlung bedingten Wärme dieser Organe befördert;

2. daß die durch den kleinen Querschnitt dieser Organe bedingte große Diathermanität derselben — oder, allgemeiner gesagt, deren außerordentlich leichte Durchstrahlbarkeit — die Erwärmungsfähigkeit solcher Pflanzenorgane stark herabsetzt.

Hauptsächlich durch das Zusammenwirken dieser beiden Umstände genießen die betreffenden Organe einen großen Wärmeschutz. Da aber gerade die einen hohen Lichtgenuß aufweisenden Gewächse eines solchen Schutzes besonders bedürftig sind, so ist einzusehen, daß eine weitgehende Laubzerteilung gerade für Pflanzen mit hohem Lichtgenuß besonders vorteilhaft ist.

Die hohe Bedeutung der großen Oberfläche der Blätter im Vergleich zu ihrem körperlichen Inhalt für die Wärmezustände der Pflanze geht aus den vorgeführten Versuchen und den daran geknüpften Auseinandersetzungen mit großer Deutlichkeit hervor.

Im allgemeinen wird dieses Verhältnis schon durch die blattartige Gestalt[1] der Laubelemente bedingt und durch ihre Kleinheit nur noch begünstigt. Die Einschränkung der Erwärmung ist aber bei den Organen der Kohlensäureassimilation erforderlich, da an sich das grüne Blatt nur wenig diatherman ist und zudem durch den von mir zuerst nachgewiesenen Umsatz von Licht in Wärme durch das Chlorophyll[2] dem grünen Laubblatt eine reiche Quelle der Wärme geöffnet wird, welche nur durch besondere Einrichtungen zum Wärmeschutz ungefährlich gemacht werden kann.

Es gedeihen aber auch mit sehr kleinen Blättern versehene Pflanzen auf schattigen Standorten. Dieser Fall scheint mit den eben angeführten Sätzen, denen zufolge ein hohes Lichtgenußminimum mit weitgehender Laubzerteilung verbunden ist, im Widerspruch zu stehen. Dies trifft aber nicht zu, vielmehr ist auch dieser Fall ganz verständlich.

---

[1] Siehe nachträgliche Anmerkung p. 1273.

[2] Über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Diese Sitzungsberichte, Bd. 79 (1876).

Ich möchte diesen Fall zunächst bezüglich der Moose (Laubmoose und beblätterte Lebermoose), die ja stets durch außerordentliche Kleinblättrigkeit ausgezeichnet sind, näher erörtern. Es ist zweckmäßig, hier zwischen Moosen, welche auf sonnigen, und solchen, welche auf tiefschattigen Standorten vorkommen, zu unterscheiden. Was die ersteren anlangt, so ist der hier bestehende Zusammenhang zwischen Kleinblättrigkeit und Lichtgenuß genau so zu verstehen, wie in dem gewöhnlichen oben erörterten Falle. In betreff der letzteren möchte aber doch zu erwägen sein, daß sie sehr lichtempfindlich sind und durch starke Beleuchtung leicht Schaden leiden; denn in starkem Sonnenlicht gehen sie zugrunde und verschwinden bei Abholzung des Waldes, in dessen Schatten sie lebten. Da aber selbst in tiefschattigen Wäldern zeitweise Sonnenlicht eindringt, so erscheinen solche Moose durch die Kleinheit ihres Laubes gegen die schädigende Sonnenstrahlung geschützt.

Es scheint mir aber auch sehr beachtenswert, daß die Blätter der Moose, welche auf tiefschattigen Standort angewiesen sind, einen anderen photometrischen Charakter an sich tragen als die Blätter jener Moose, welche auf sehr sonnigen Plätzen vorkommen. Eingehende Untersuchungen hierüber habe ich nicht vorgefunden und ich selbst machte nur einige gelegentliche einschlägige Beobachtungen.

Die Blätter der Sonnenmoose sind gewiß nie euphotometrisch; ob sie aphotometrisch oder panphotometrisch sind, wurde bisher nicht untersucht. Es wäre sehr wünschenswert, wenn die Moose nach dieser Richtung einer eingehenden Prüfung unterworfen werden würden. Auf die knospenartige Zusammendrängung der Blätter von *Funaria hygrometrica* und an die infolge dichter Stellung der Blätter kätzchenförmige Ausbildung der stark beleuchteten Sprosse von *Bryum argenteum* in ihrem Verhältnis zur Beleuchtung habe ich schon vor längerer Zeit hingewiesen.[1] Nach Abbildungen, die ich von *Brachythecium paradoxum* (Hook. fil. et Wils.) Jacq. gesehen habe, halte ich dieses Moos für aphotometrisch.

---

[1] Wiesner, Die natürl. Einricht. zum Schutze des Chlorophylls (1876), p. 41.

Diesen Sonnenmoosen kommt die Kleinblättrigkeit zugute, sofern die relativ großen Oberflächen die Wärmeableitung sehr begünstigen werden. Der zumeist dichte Stand der Blätter der Sonnenmoose wird diese Wärmeableitung allerdings einigermaßen verringern, aber auch die Lichtwirkung auf die beschatteten Blätter vermindern. Diese Verminderung kann indes wegen der Kleinheit der ganzen Sprosse nicht viel austragen. Die Sonnenmoose verhalten sich also ähnlich wie andere reich-, aber kleinblättrige Pflanzen.

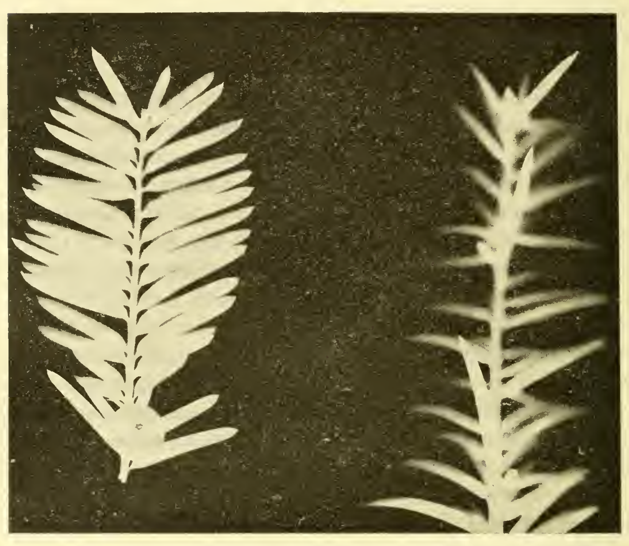
Anders die Schattenmoose. Bei diesen ist die Tendenz der Blätter zur euphotometrischen Ausbildung jedenfalls sehr ausgesprochen. Was die Bryologen in den Beschreibungen der Moose als »flachrasig« oder »verflacht beblättert« bezeichnen, ist auf laterale Anordnung euphotometrischer Blätter zurückzuführen: die kleinen Blättchen legen sich in einer Ebene aneinander und so verhält sich ein Sproß ähnlich so wie ein einzelnes größeres Blatt, welches für sich das Licht sehr ökonomisch ausnützt, ohne für die Beleuchtung der tiefer liegenden Blätter zu sorgen. Die Kleinblättrigkeit dient also hier keineswegs der Förderung der Beleuchtung der Pflanzen und wird für diese nur dann als Wärmeschutz in Betracht kommen, wenn diese allerdings sehr lichtempfindlichen Schattenmoose von der Sonne getroffen werden sollten.

Das Verhältnis der Kleinblättrigkeit der Moose zu ihrem Lichtgenuß wird sowohl in Rücksicht auf die Sonnen als auf die Schattenmoose nach den eben vorgeführten Auseinandersetzungen wohl verständlich geworden sein.

Ich möchte nun durch ein Beispiel zeigen, wie selbst ein und dasselbe kleinblättrige Gewächs sich den gegebenen Lichtverhältnissen anpaßt und im Maximum des Lichtgenusses sich anders als im Minimum des Lichtgenusses verhält. Ich wähle als Beispiel die Eibe *(Taxus baccata)*.

Die Eibe gedeiht im vollen Sonnenlicht, hat aber wie die Tanne ein sehr niederes Lichtgenußminimum. Im Sonnenlicht stehende Sprosse stellen ihre Nadeln nicht senkrecht auf das stärkste diffuse Licht, sondern es richten sich die letzteren so auf, daß sie starkem Sonnenlicht ausweichen, aber doch noch so gestellt sind, um viel diffuses Licht aufnehmen zu können;

sie sind panphotometrisch. Die mit solchen Blättern besetzten Sprosse haben die Fähigkeit, viel Licht durchstrahlen zu lassen, welches den tiefer stehenden Blättern zugute kommt. Aber die tief schattenständigen Sprosse richten ihre Blätter in eine Ebene, welche senkrecht zum stärksten einfallenden Lichte



A *B*

Sprosse von *Taxus baccata*. *A* ein euphotometrischer, *B* ein panphotometrischer Sproß. Die Abbildungen erfolgten durch Auflegen der Sprosse in starkem gemischten Lichte auf lichtempfindliches Papier, darauffolgendes Abheben der Sprosse und schließliches Fixieren. Es soll zur Anschauung gebracht werden, wie viel Licht der panphotometrische und wie wenig der euphotometrische Sproß hindurchläßt.

steht, sie sind euphotometrisch. Dabei legen sich die Nadeln in der gedachten Richtung so nahe aneinander, daß nur sehr wenig Licht nach unten hindurchgehen kann; der Sproß verhält sich also fast so wie ein geschlossenes Blatt vom Umriß der Sprosse. Für sich treibt ein solcher Sproß die größte Lichtökonomie, aber die unter ihm liegenden Sprosse ziehen aus

dem durchgegangenen Lichte keinen Gewinn und, wenn sie nicht seitliches Licht empfangen, so gehen sie zugrunde (siehe beistehende Figur).

Um nicht mißverstanden zu werden, möchte ich ausdrücklich zugestehen, daß die Kleinblättrigkeit oder eine weitgehende Laubzerteilung der Pflanze auch andere Vorteile bieten kann als jene, welche wir rücksichtlich des Lichtgenusses eben erörtert haben. Ich will ein höchst auffälliges Beispiel anführen und wähle absichtlich einen Fall, der mit der dargelegten Beziehung zwischen Laubzerteilung und Lichtgenuß im Widerspruch zu stehen scheint. Zahlreiche Pflanzen mit schwimmendem und zugleich submersem Laube bilden sich sehr häufig in der Weise aus, daß die schwimmenden Blätter eine geschlossene, oft sehr große Spreite entwickeln, während die untergetauchten auf das feinste zerschnitten erscheinen. Diese Formunterschiede stehen mit der obigen Regel geradezu in Widerspruch, denn hier fällt die größere Lichtmenge den großen, eine geschlossene Spreite bildenden, dazu auf der Wasserfläche horizontal ausgebreiteten, gerade der wirksamsten, vom Zenit ausgehenden Beleuchtung ausgesetzten Blättern zu, während die schwächer beleuchteten, untergetauchten Blätter fein zerteilt sind. Es kann also hier gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Schwimmblätter stark, die untergetauchten trotz ihrer weitreichenden Zerteilung schwach beleuchtet sind. Die Laubzerteilung dient zweifellos bei diesen Wasserpflanzen ausschließlich oder doch vorwiegend einem anderen Zwecke; es wird wohl von der Pflanze auch die durch Laubzerteilung hervorgebrachte, relativ große Oberfläche ausgenützt, aber im wesentlichen wohl in anderer Weise als bei feinblättrigen Landpflanzen. Am nächsten liegt die Annahme, daß durch diese Formverhältnisse die Atmung unterstützt wird: die Menge des im Wasser absorbierten Sauerstoffs (zirka 2 %) im Vergleich zur Menge des Sauerstoffs in der Atmosphäre (21 Volumprozent) setzt die Atmung der unter Wasser getauchten Pflanzenteile außerordentlich herab und in der Vergrößerung der Oberfläche dieser Organe ist ein Behelf zu erblicken, die Atmungsgröße zu heben. In einem gewissen Grade mag die Blattzerteilung auch hier dazu dienen, den betreffenden submersen Organen etwas mehr Licht zu-

zuführen. Die zarten faserförmigen Blattgebilde haben auch hier die flächenförmige Gestalt verloren und vermögen deshalb ein Licht von der verschiedensten Einfallsrichtung aufzunehmen. Hieraus ziehen sie wohl desto mehr Nutzen, als sie durch ihre Lage zum Horizont und durch das Auftreten unter Wasser rücksichtlich der Beleuchtungsverhältnisse den Schwimmblättern gegenüber im Nachteil sind.[1]

Zusammenfassung der wichtigeren Ergebnisse.

1. Eine weitgehende Laubzerteilung (Kleinblättrigkeit, weitgehende Fiederung oder Fiederschnittigkeit der Laubblätter), welche zur Ausbildung kleinvolumiger Assimilationsorgane führt, bedingt im Verein mit der Form und Anordnung der Blätter das Zustandekommen eines hohen Lichtgenußminimums.

2. Bei Bäumen und überhaupt bei der großen Zahl jener Gewächse, welche mit einem Teile ihres Laubes sich selbst beschatten, ist in der Regel das Minimum des Lichtgenusses desto höher, je kleiner das Volumen der Blätter sich darstellt.

3. Die kleinvolumigen Blätter dieser Gewächse sind gewöhnlich nadel- oder fadenförmig ausgebildet. Im großen ganzen fällt auch den Coniferen ein hohes Lichtgenußminimum zu. Die Ausnahmen sind durchaus verständlich. So kommt allerdings der bekannten Salisburya *(Ginkgo biloba)* ein sehr niedriges Lichtgenußminimum zu, aber die Blätter dieser Conifere sind nicht nadelförmig wie die der gewöhnlichen »Nadelbäume«, sondern normal blattförmig. Auch die Eibe ist durch ein niederes Lichtgenußminimum ausgezeichnet; aber ihre schattenständigen Blätter sind euphotometrisch und breiten sich, dicht aneinander gedrängt, in einer Ebene aus, so daß der einzele beschattete

[1] Warming spricht sich in seinem Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (deutsche Übersetzung aus dem Dänischen, 2. Aufl., Berlin 1902, p. 163) über die physiologische Bedeutung der feinen Zerteilung submerser Blätter folgendermaßen aus: »Die fein geteilten Blätter passen gut zu dem Medium, indem ihre Oberfläche größer geworden und dadurch die Nahrungsaufnahme, vermutlich auch die Lichtwirkung begünstigt worden ist. Die Wasserbewegungen lassen kaum größere Flächen zu.«

Sproß beinahe wie ein einzelnes breites Blatt dem stärksten diffusen Lichte gegenübersteht, wie dieses dem Vorwärtsdringen des diffusen Lichtes in größere Tiefen der Baumkrone eine Grenze setzt und deshalb behilflich ist, das Minimum des Lichtgenusses dieses Baumes herabzudrücken.

4. Die Kleinblättrigkeit oder, allgemeiner gesagt, die feine Laubzerteilung sichert den betreffenden Pflanzen nicht nur einen reichlichen Zutritt von diffusem Lichte; es wird auch das in ein solches Laub einstrahlende Sonnenlicht in einer für das Pflanzenleben vorteilhaften Weise seiner großen Intensität beraubt.

5. Weitgehende Laubzerteilung bewerkstelligt infolge der dabei zur Geltung kommenden großen Oberfläche der Organe im Vergleich zum körperlichen Inhalt eine rasche Wärmeableitung. Die durch den kleinen Querschnitt bedingte große Diathermanität — oder, allgemeiner gesagt, außerordentlich leichte Durchstrahlbarkeit — setzt die Erwärmungsfähigkeit solcher Organe tief herab. Hauptsächlich durch das Zusammenwirken dieser beiden Umstände genießen die kleinvolumigen Organe einen hohen Wärmeschutz, welcher für die betreffenden Assimilationsorgane desto vorteilhafter sein muß, je höher ihr Lichtgenuß gelegen ist.

Nachträgliche Anmerkung (zu p. 1267).

Während des Druckes dieser Abhandlung erschien in der Botanischen Zeitung (Leipzig, 15. Dezember 1908) eine höchst interessante Abhandlung des Herrn Prof. Molisch, worin der Nachweis geliefert wird, daß sich normale Blätter (z. B. von Buche, Birnbaum, *Robinia*), wenn sie in Massen beisammen sind, selbsttätig, nämlich ohne Mitwirkung von Mikroorganismen auf hohe Temperaturen erhitzen (bei Birnbaum von 15 auf 59° C.). Offenbar sind die verminderte Wärmeableitung und die Unterdrückung der Transpiration die Hauptursachen, weshalb sich dichtgefügte Blattmassen im Vergleich zu den normal an der Pflanze befindlichen so stark, nämlich in manchen Fällen sogar über die Tötungstemperatur hinaus, erwärmen können.

Molisch drückt dies in seiner Abhandlung folgendermaßen aus (l. c. p. 215). Solange das Blatt mit der Mutterpflanze in Verbindung steht, tritt eine so hohe Temperatur wie beim massenhaften Beisammensein der Blätter nicht ein, da ja für die Ableitung der Wärme in ausgezeichneter Weise gesorgt ist. Molisch gelangte also, allerdings auf einem ganz anderen Wege wie ich, zu dem gleichen Resultate, daß nämlich schon die flächenförmige Gestalt des Blattes (infolge der relativ großen Oberfläche) an sich in hohem Maße bei der natürlichen Wärmeregulierung dieser Organe beteiligt ist.